Acta Œcologica
Œcol. Applic., 1981, Vol. 2, n° 4, p. 283-298.

Production et évolution des landes à callune dans la région des Dômes (Puy-de-Dôme)

P. Loiseau et G. Merle
Station d'Agronomie, INRA, 12, avenue de l'Agriculture, 63100 Clermont-Ferrand

RÉSUMÉ

Les callunaies pâturées des Dômes se développent aux dépens des pelouses à nard par baisse de l'intensité de pâturage en dessous de 2,8 brebis/ha. Elles suivent un cycle comprenant une phase progressive et une phase régressive.

La phase progressive dure 20 ans et comprend une période juvénile et une période de maturité. Au cours de la période juvénile, la production feuillée atteint rapidement 2 t *MS*/ha/an, et la biomasse totale 10 t/ha. La production d'organes feuillés est consommée à 60 %. En période de maturité, la production annuelle atteint 2,5 t *MS*/ha/an; la biomasse s'accroît peu et les organes feuillés très peu consommés tombent sur la litière. La phase régressive est déclenchée par un effet accru du troupeau au moment de la sénescence.

En l'absence de pâturage, la callunaie sénescente cède la place à la forêt spontanée de pin sylvestre. Les pelouses de clairières ont le même potentiel de production que la nardaie d'origine (2,7 t *MS*/ha/an), mais pourraient avoir de meilleures aptitudes pastorales, en particulier une capacité de chargement de 8 brebis/ha.

MOTS-CLÉS : *Lande* - Calluna vulgaris - *Production* - *Évolution* - *Pastoralisme.*

SUMMARY

Grazed calluna heathlands of the Dômes region extend at the expense of nardus sward as a result of reduced grazing pressure below 2,8 ewes/ha. They follow a cycle comprising a progressive and a regressive phase. The progressive phase lasts 20 years and comprises a building and a mature period.

During the building period the shoot production reaches rapidly 2 t *DM*/ha/year, and the total biomass 10 t/ha. 60 % of the shoot production is consumed. In the mature period, the annual production reaches 2,5 t *DM*/ha. The biomass increases slowly and most of the green material production falls on the litter. The regressive phase is caused by an increased effect of the flock at the time of degenerate period.

In the absence of grazing, the degenerate heathland gives way to spontaneous pinus sylvestris forest. Swards in the clearings have the same potential of production as the original nardus sward (2,7 t *DM*/ha/year), but they could have a better pastoral aptitude, in particular a carrying capacity of 9 ewes/ha.

KEY-WORDS: *Heath* - Calluna vulgaris - *Productivity* - *Evolution* - *Grazing (sheep).*

INTRODUCTION

La chaîne volcanique quaternaire des Dômes prend ses assises sur un plateau à une altitude moyenne de 1 000 m par 0°38′ long. Est et 45°40-55′ lat. Nord. Les appareils éruptifs et les coulées les plus récentes créent des conditions de relief et de sol qui rendent difficile la mise en valeur agricole. Aussi, ces terrains sont-ils

réservés depuis une époque très reculée au pâturage extensif de troupeaux ovins. Chaque village, ou section de commune, possède dans son territoire en plus des champs et des prairies privés situés sur les meilleures terres, un terrain de parcours collectif, dit « sectionnal » englobant les cheires et les puys. Alors que le terroir des parcelles privées a suivi un certain processus de développement agricole à partir de l'après-guerre, l'utilisation des parcours sectionnaux est restée traditionnelle quand elle n'est pas tombée en désuétude.

La végétation de ces parcours est constituée essentiellement de pelouses acidophiles et oligotrophes à *Nardus stricta*, et de landes à *Calluna vulgaris*. De même que les nardaies ont été créées par le mode de pâturage traditionnel, l'écologie des landes doit être liée étroitement aux actions pastorales. Dans le cas d'un abandon du pâturage le déséquilibre écologique entraîne une évolution spontanée de la couverture végétale. La lande à callune constitue précisément un maillon plus ou moins stable de la série évolutive des parcours anciens, qui va de la pelouse pâturée jusqu'aux stades forestiers.

Nous étudions ici d'une part les différents faciès de la lande à callune en équilibre dynamique avec son système d'exploitation pastoral, d'autre part les processus de l'évolution des pelouses et des landes après abandon. Les associations végétales en cause, ainsi que certaines formes de transition ont été décrites par LEMÉE & CARBIENER (1956) et LEMÉE (1959). On s'intéresse ici aux différents aspects de ces landes en quantifiant les biomasses et minéralomasses d'une part, les flux qui régissent la dynamique de la lande d'autre part.

MÉTHODES

COMPOSITION BOTANIQUE

La composition botanique est mesurée selon la méthode des points-quadrat (POISSONET & POISSONET, 1969). Sur chaque point sont notés les présences et le volume des espèces en distribuant une note totale de 6 points aux espèces les plus abondantes. Cette estimation par le volume spécifique (%) est une méthode assez peu juste en l'occurrence car elle sous-estime l'abondance de la callune, mais elle est fidèle et permet des comparaisons.

BIOMASSES AÉRIENNES

Les biomasses sont mesurées sur chaque station par prélèvement des parties épigées sur 3 surfaces de 0,5 × 1 m. Le matériel est séché en étuve à 80° C pendant 2 jours et trié aux fins de pesée et d'analyse en trois catégories : les espèces herbacées et les mousses, les rameaux jeunes, les feuilles et les fleurs de callune, le bois de callune. Ces mesures sont répétées sur les mêmes stations en avril avant le départ de la croissance et en octobre après la floraison de la callune.

CROISSANCE ET QUANTITÉS PATURÉES

La croissance annuelle des organes jeunes (rameaux, feuilles et fleurs) est mesurée par la différence de biomasse entre avril et octobre. La placette mesurée en octobre est une surface de 1,2 m² placée dans une cage grillagée de mise en défens contre la pâture. Les quantités ingérées sont obtenues par la différence de biomasse existant en octobre entre la placette mise en défens et les placettes prélevées sur la lande pâturée. La production herbacée est mesurée par la repousse après nettoyage des biomasses refusées par le troupeau dans une cage de mise en défens de 1,2 m². Deux coupes sont effectuées par an, la cage étant déplacée à chaque coupe.

AGE DE LA CALLUNAIE

L'âge physiologique de la callunaie est assimilé à l'âge du plus vieux bois rencontré. Le nombre d'années est compté d'après le nombre de cernes à la base du plus vieux rameau, après ponçage

et traitement à l'eau oxygénée de 5 coupes transversales examinées à la loupe. Le décalage entre l'âge du plus vieux rameau et l'âge moyen des 4 plus vieux rameaux n'excède 2 ans que pour 2 stations sur 13.

Sols

L'échantillon de sol analysé est prélevé sous la litière entre 3 et 10 cm de profondeur, dans l'horizon A.

Choix des stations

Huit stations sont suivies pour l'étude de la dynamique de la lande. Elles sont prises sur deux terrains de parcours encore en usage : ceux des villages de la Garandie (Puy de Combegrasse) et Recoleine (Puys de la Toupe, Pourcharet et Monteiller). Toutes ces stations sont situées vers 1 000 m. d'altitude sur scories basaltiques et choisies *a priori* pour leur physionomie différente, censée représenter la gamme la plus large possible de variation des facteurs pastoraux. En particulier, la physionomie change en fonction de l'accessibilité qui commande la fréquence des passages du troupeau. Le feu avait été utilisé à Recoleine 33 ans auparavant sur une des stations, 5 ans auparavant sur deux autres.

Sept stations reconstituent la série évolutive de la pelouse à la forêt. Les deux premières relatives au stade pelouse se situent sur le parcours pâturé de la Garandie. La 3e qui représente le stade précurseur de la lande, est prise sur un sectionnal abandonné depuis 20 ans environ (Aurière, Puy de la Toupe); les 3 suivantes se situent dans les parties les plus éloignées du sectionnal de Fonclairant où le cadastre atteste de la présence de terres cultivées en 1808, et des photographies aériennes de celle d'une lande en 1946 (Puy de la Rodde).

Toutes ces stations sont situées au sud de la chaîne des Puys dans un rayon de 3 km.

DYNAMIQUE DES CALLUNAIES PATURÉES

Composition botanique

Le volume spécifique de la callune varie entre 34 et 94 %. Cette espèce est accompagnée d'autres ligneux : *Genista pilosa* et *Genistella sagittalis*. Sur la figure 1, les stations sont présentées par ordre croissant de l'abondance de la callune.

Le genêt pileux se développe lorsque le volume spécifique de la callune dépasse 50 %. Les espèces compagnes herbacées se divisent dans les 4 groupes agronomiques suivants :

— les espèces fourragères refusées par le bétail, *Nardus stricta* et *Brachypodium pinnatum* atteignent jusqu'à 14 % sur les stations les moins riches en callune et sont moins fréquentes quand la biomasse aérienne de ligneux dépasse 3 t *MS*/ha. Le brachypode se substitue au nard sur les stations brûlées;

— les espèces bonnes fourragères occupent au maximum 17 % du peuplement sur les callunaies claires, et moins de 6 % sur les landes les plus denses de biomasse supérieure à 3 t *MS*/ha. Ce sont *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Poa pratensis*...

— les graminées médiocres diminuent de 20 à 0 % en fonction de la densité de la callune, mais on distingue 2 groupes différant par leur comportement. Un premier groupe comprenant *Koeleria cristata*, *Briza media*, *Festuca ovina* est plus développé sur les callunaies claires (19 % dans la station 7) tandis qu'un autre groupe avec *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca tenuifolia*, *Avena pratensis* et *Poa chaixii* tolère mieux les landes hautes (11 % dans la station 10);

— les espèces diverses décroissent de 25 à 1 % et se divisent de même en 2 groupes. Un premier constitué par *Thymus serpyllum* et *Helianthemun nummularium*

est plus développé sur les callunaies claires (15 % dans la station 7); un deuxième, constitué de nombreuses espèces peu abondantes, dont *Luzula campestris*, *Carex caryophyllea*, *Galium verum*, *Hieracium pilosella*, *Hypochoeris glabra*, *Potentilla verna* a son optimum à 16 % sur les stations 8 à 10.

La valeur pastorale de tels peuplements est très faible. L'indice de DAGET-POISSONET varie entre 0 et 6,5.

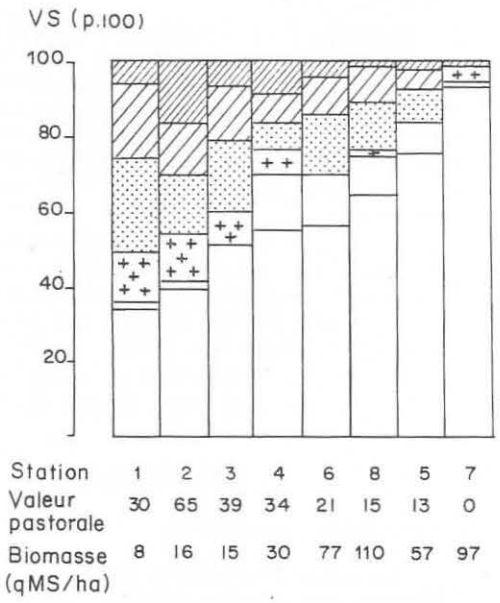

FIG. 1. — Composition botanique de la lande à callune pâturée.

Espèces bonnes fourragères.
Graminées peu fourragères.
Espèces diverses peu fourragères.
Graminées refusées (*Nardus stricta*, *Brachypodium pinnatum*).
Ligneux (*Calluna vulgaris* en bas, *Genista pilosa* en haut).

BIOMASSES

Bien que les landes en question existent depuis très longtemps, leur âge mesuré au nombre de cernes du plus vieux bois ne dépasse pas 31 ans. Elles sont donc rajeunies par l'action pastorale. Dans notre échantillon le rajeunissement s'arrête à 10 ans; ceci porte à croire que les callunaies d'âge inférieur sont plutôt des landes en voie de formation. Entre 10 et 31 ans, on devrait trouver une relation entre l'âge et la biomasse de callune.

En effet, les masses de bois obéissent à la relation linéaire : bois (kg/ha) = 229 âge (ans) − 1 524 $r = 0{,}81$ (2 %). La dispersion du nuage de points est plus grande quand on s'intéresse à la relation entre l'âge et la biomasse totale hors cage

en fin de saison (fig. 2). Logiquement, les points hauts et bas correspondent à des gains annuels de biomasse respectivement plus ou moins élevés que la moyenne, qui font penser à une action plus ou moins accusée des feux et de la fréquentation par le bétail. Nous développerons par la suite l'interprétation selon laquelle les points hauts correspondent à des actions faibles du troupeau et à une progression des biomasses, les points bas à des actions fortes du troupeau et à une régression des biomasses.

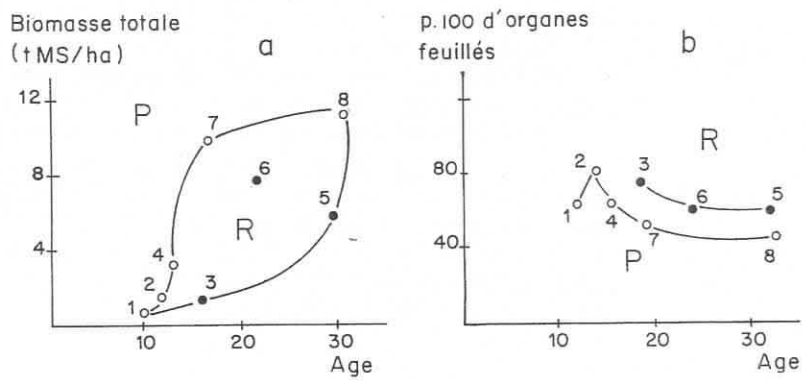

FIG. 2. — Biomasse épigée de la callunaie en fonction de l'âge.

○ *P* : phase progressive.
● *R* : phase régressive.

1) *Phase progressive*

Dans la phase progressive on peut distinguer une première période d'accroissement rapide de la biomasse totale. De la station 1 (10 ans) à la station 7 (17 ans), les gains annuels sont de 1 280 kg/ha/an dont 624 kg pour le bois (49 %). Un chiffre identique de 12 q *MS*/ha/an a été mesuré par CHAPMAN (1967) sur callunaie de 10 ans à *Erica cinerea* et *Ulex europaeus*.

Dans une deuxième période allant des stations 7 (17 ans) à 8 (31 ans), l'accroissement total n'est plus que de 94 kg. Cet accroissement résulte d'une augmentation de la masse de bois de 114 kg et d'une perte d'organes jeunes de 20 kg *MS*/ha/an. CHAPMAN donne pour sa part 350 kg de gain annuel pour des callunaies de 30 ans. Pour TYLER *et al.* (1973) l'accroissement annuel d'une callunaie déjà bien développée est plus élevé : 1 t *MS*/ha/an dont 70 % pour l'accroissement de bois.

La biomasse maximum enregistrée (17 t) est inférieure à plusieurs références de la littérature : ROBERTSON & DAVIES (1965) 29,3 t et CHAPMAN, 24 t pour des callunaies à *Erica cinerea* et *Ulex europaeus*; GLOAGUEN & TOUFFET (1973), 18 t pour une callunaie à *Erica cinerea* et *Ulex gallii*. Elle est supérieure à celle de TYLER *et al.* (1973), qui donne 9,2 t pour une callunaie à *Erica tetralix* de Norvège, et semblable à celle de GRANT (1971), soit 10 t.

La répartition de la biomasse entre les organes feuillés (feuilles, fleurs, rameaux jeunes) et le bois varie au cours de l'évolution : 60 à 81 % de feuilles et rameaux pour la période juvénile, et 45-50 % pour la période de maturité (fig. 2 *b*). Cette

dynamique est en accord avec CHAPMAN qui trouve une diminution de ce pourcentage avec l'âge.

2) *Phase régressive*

Comme dans la phase progressive, il existerait deux périodes : une première, décelable dans l'évolution de 8 à 5 correspond à une forte chute de biomasse où la diminution du bois est sensiblement identique à la diminution des feuilles. Dans une deuxième période, illustrée par l'évolution de 3 à 1, la biomasse chute légèrement de 204 kg/ha/an, dont seulement 35 kg (17 %) pour le bois.

Au cours de ces deux périodes, l'action dominante du troupeau est successivement la casse des vieux bois par piétinement, puis la pâture. Quand la lande est rajeunie, et la strate abaissée par l'action du troupeau, le bois restant est plus souple et l'action prépondérante du troupeau est la consommation d'organes jeunes.

Au cours de la phase régressive, il se produit un rajeunissement supplémentaire de la lande : à âge égal, la proportion d'organes jeunes dans la biomasse totale augmente de 45 à 58 % pour la callunaie de 30 ans et de 50 à 73 % pour la callunaie de 16 ans (fig. 2 *b*). En Écosse, GRANT (1971) a déjà provoqué expérimentalement une augmentation du pourcentage d'organes verts de 39 à 52 % par une augmentation du chargement qui abaissait simultanément la biomasse totale de la lande de 10 à 4 t *MS*/ha.

PRODUCTION D'ORGANES JEUNES ÉPIGÉS

1) *Incrément (I)*

Les productions obtenues par différence entre les biomasses d'organes jeunes en avril et en octobre sont données figure 3 *a*. L'incrément semble admettre un maximum en fonction de la masse de bois, soit 23 q produits pour 4 t de bois dans les stations 5 et 6. Mais ces stations correspondent à deux landes en phase de régression. Il faut donc plutôt interpréter les résultats de la façon suivante :

1) La production nette peut être inférieure à 10 q *MS*/ha/an sur les stations les plus surpâturées; le minimum obtenu est de 4 q.

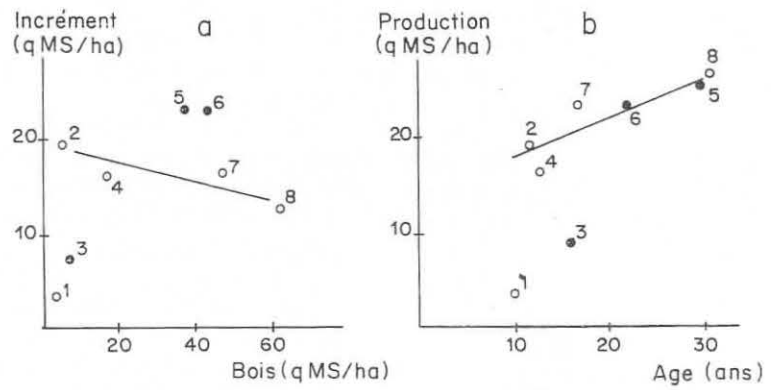

FIG. 3. — Production d'organes feuillés dans la callunaie.

● Callunaies en phase de régression.
○ Callunaies en phase de progression.

2) La production nette de la callunaie en phase progressive se situe entre 13 et 20 et diminue lorsque la masse de bois augmente.

3) La callunaie en phase régressive a une production nette supérieure à celle de la callunaie en phase progressive. L'augmentation de production peut s'évaluer à 10,5 q (13,1 à 23,6), soit + 44 % pour une callunaie de 30 ans dont la biomasse chute de 11,6 à 8,8 t. Pour une callunaie brûlée 11 ans auparavant, GRANT & MILNE (1973) observent de même un accroissement de la production de 5 q sous l'effet d'un accroissement du pâturage, alors que la biomasse chute de 10 à 4 t.

2) *Production*

On peut définir la production dans les cages par la formule $P = I + L$, où I est la production nette obtenue par bilan entre avril et octobre (mise en défens), et L les quantités de feuilles et de rameaux secs tombés sur la litière. La fourniture à la litière est plutôt hivernale mais une partie de la chute d'organes morts peut aussi se produire pendant l'été. Dans un tel cas, l'incrément est une estimation par défaut de la production. Une estimation par excès est donnée par le fait que d'après les connaissances sur la biologie de la callune (CHAPMAN *et al.*, 1975), le stock d'organes jeunes ne peut pas dépasser 2 fois la production annuelle brute.

Nous prendrons donc comme estimation de la production brute le plus grand des deux chiffres : incrément et moitié du stock d'organes jeunes, soit :

Station	Age	Stock/2	I	P	
1	10	316	394	394	*D*
2	12	1 207	1 983	1 983	*D*
3	16	823	785	823	*E*
4	13	1 315	1 644	1 644	*D*
5	30	2 538	2 365	2 538	*E*
6	22	1 922	2 320	2 320	*D*
7	17	2 335	1 630	2 335	*E*
8	31	2 601	1 312	2 601	*E*

Dans cette estimation, les callunaies en expansion ou en régression entrent dans une même loi générale où la production augmente rapidement de 4 à 18 q *MS*/ha/an entre la 10e et la 13e année, puis lentement de 18 à 26 q entre la 13e et la 31e année (fig. 3 *b*), selon la relation :

$$PB \text{ (kg } MS\text{/ha/an)} = 1\,442 + 38{,}1 \text{ âge (an) âge} > 13,\ r = 0{,}87\ (S\ 5\ \%).$$

Les callunaies de 11 ans de GRANT & MILNE (1973) entrent dans cette loi, avec une production de pousses annuelles de 1,7 à 1,9 t *MS*/ha. Néanmoins, la station 3 fait exception, probablement en raison d'un surpâturage.

CONSOMMATION PAR LE TROUPEAU

L'étude des quantités consommées confirme les interprétations précédentes sur le rôle du troupeau dans la tendance évolutive du peuplement.

Sur les stations en progression, la consommation est inférieure à la production nette : le taux de consommation de la production est assez élevé sur les stations en période juvénile (65 à 83 %), et faible sur les stations en période de maturité (station 7 : 0 %, station 8 : 40 %). En valeur absolue les quantités ingérées sont maxi-

mum sur les landes de 12-13 ans avec 14 q *MS* consommés. Par rapport aux stocks existant en fin de saison dans les cages, l'ingestion correspond au maximum à 58 % de la biomasse d'organes jeunes.

Ces résultats sont encore analogues à ceux de GRANT (1966, 1971). Cet auteur recommande un taux de consommation de la production saisonnière de 60 % qui correspond à une ingestion de 11 q *MS*/ha/an et au maintien de la lande dans un état juvénile de biomasse 4 t/ha. Avec un taux de consommation de 10 %, 2 q *MS* sont ingérés par ha et par an; la lande atteint un stade de maturité de 10 t/ha.

Sur les stations en régression, la consommation, estimée par la différence de biomasse cage – hors cage en fin de saison est au contraire supérieure ou égale à la production nette : 100 % pour les stations 3 et 6, 131 % pour la station 5. En valeur absolue, elle monte à 2,3 et même 3,1 t et explique la chute de biomasse et la régression de la lande.

Dans un cas comme dans l'autre, les quantités ingérées semblent très élevées pour ce type de parcours. Il se pourrait que l'estimation faite surévalue la consommation : d'une part, le troupeau peut accélérer la tombée des feuilles sur la litière par rapport à la placette en défens; d'autre part, la production mesurée dans la mise en défens pourrait être supérieure à la production de la lande pâturée du fait qu'aucune coupe ne vient diminuer la quantité de matériel photosynthétisant.

BILAN DE PRODUCTION

En présence de pâturage, le bilan s'écrit : $P = QI + \Delta F + L$ où QI sont les quantités ingérées, ΔF l'accroissement de la biomasse, et L la production de litière.

La productivité brute a été estimée précédemment. Pour les quantités ingérées, on peut adopter une loi de décroissance linéaire en fonction de l'âge de 13 à 1 q *MS*/ha sur les callunaies de 12 à 31 ans. L'accroissement de biomasse a été estimé précédemment d'après les biomasses des stations 1, 4, 7 et 8, aussi bien pour les accroissements de feuilles que de bois. L'ensemble permet de calculer L par bilan. Les données sont reportées dans la figure 4 sous forme d'un schéma des dynamiques qui régissent l'évolution de la callunaie en phase de progression.

On y retrouve les différentes périodes évolutives suivantes, à la suite de BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM (1969) :

1) De 10 à 13 ans : une période de démarrage qui succède à une période précédente de régression par surpâturage. La biomasse est faible mais la production est en très forte augmentation. Cette production reste très pâturée (70 %) mais des stocks de feuilles et de bois se constituent.

2) De 13 à 17 ans : une période juvénile. La production est élevée. La pression de pâturage commence à diminuer, ce qui permet un accroissement maximum de biomasse, la production de litière étant encore très faible.

3) De 17 à 30 ans : une période de maturité. La production brute reste élevée. Les quantités ingérées sont faibles et en diminution. L'accroissement annuel devient faible à nul et il est plus élevé pour le bois que pour les feuilles et les rameaux. En revanche, la production de litière devient très forte.

4) Trente ans et plus : une période de sénescence. Cette phase est à peine esquissée dans notre échantillon par un début de décroissance de la biomasse de feuilles. Elle devrait se poursuivre par une certaine mortalité naturelle et le développement d'un nouveau type de végétation préforestière. Mais dans le cas présent un retour du troupeau se produit qui entraîne la régression et le rajeunissement de la lande.

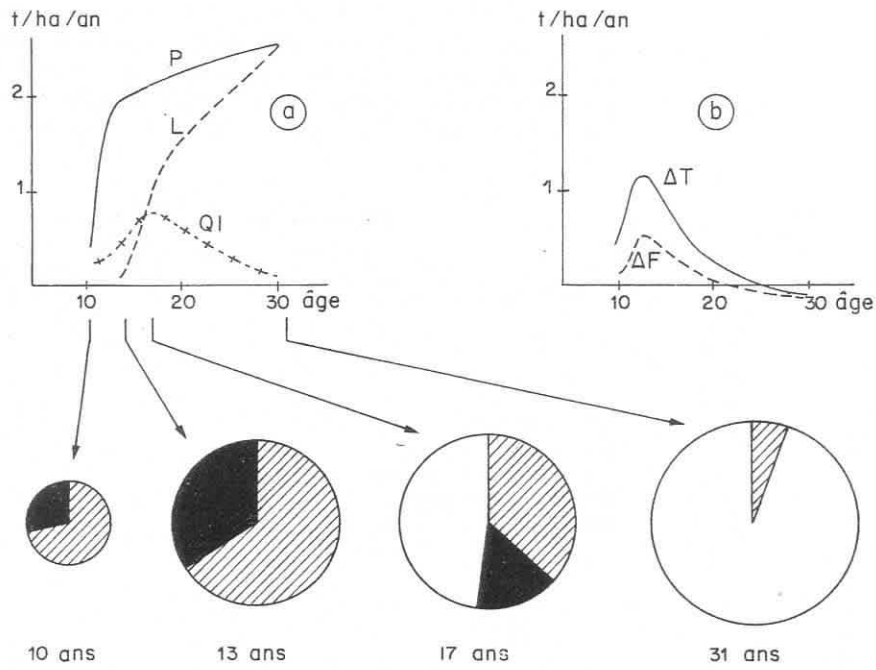

FIG. 4. — Schéma des flux de masse au cours de l'évolution progressive de la callunaie.

a) Flux d'organes feuillés.
b) Augmentation des biomasses épigées.

PB : Production brute d'organes feuillés.
L : Production de litière.
QI : Quantités ingérées par les troupeaux.
Δ*T* : Accumulation de biomasse totale.
Δ*F* : Accumulation d'organes feuillés.

MINÉRALOMASSES

Les teneurs en azote et en éléments minéraux du bois de callune sont inférieures à celles des feuilles. En raison de la diminution de la proportion de feuilles dans la biomasse totale, la teneur moyenne en azote diminue au cours de la phase progressive de 1,15 % pour une biomasse de 1,6 t à 0,84 % pour une biomasse de 12 t/ha. CHAPMAN (1967) trouve une diminution de 1,00 à 0,60 % N pour une augmentation de biomasse de 2 à 24 t *MS*. Les teneurs moyennes en K, Ca et Mg sont semblables à celles trouvées par CHAPMAN, soit 0,25 à 0,34 % K, 0,28 à 0,43 % Ca, 0,12 à 0,16 % Mg. Les sols andiques à fort pouvoir fixateur pour le phosphore donnent aux callunaies des Dômes des teneurs de 0,06 à 0,08 % P, contre 0,2 à 0,5 % pour les callunaies étudiées par l'auteur précédent.

La masse totale d'azote plafonne à 100 kg/ha; les masses de calcium et potassium sont sensiblement égales à 30 % de la masse d'azote; la masse de phosphore

est au maximum de 8 kg (tableau I). Ces masses d'éléments biogènes sont extrêmement faibles pour des peuplements pérennes qui les ont accumulés pourtant pendant plusieurs décades : elles sont inférieures aux stocks d'azote et de minéraux présents dans la production annuelle d'un pré de fauche situé dans le même milieu, soit : 131 kg N, 13 kg P, 120 kg K, 36 kg Ca et 14 kg Mg.

TABLEAU I

Callunaie. Teneurs et masses des éléments biogènes.

	N	P	K	Ca	Mg
Teneurs moyennes (% *MS*)					
Bois de callune	0,75	0,05	0,23	0,23	0,10
Organes jeunes de callune....	1,19	0,09	0,36	0,44	0,18
Minéralomasses (kg/ha)					
Stations 1.....	7,3	0,5	1,9	2,3	1,0
2.....	17,9	1,3	4,9	6,7	2,5
4.....	30,2	2,3	10,3	9,1	4,8
7.....	86,0	6,2	23,7	27,2	11,7
8.....	102,4	7,8	36,9	40,4	16,0

PRODUCTIVITÉ DE LA FLORE COMPAGNE

La production végétale sous la callune est de l'ordre de 350 kg/ha/an et se réduit dans la phase de maturité à une production de mousses. En phase régressive, la production augmente jusqu'à 600 (station 5) et même 1 200 kg (station 6), en raison des vides créés par l'animal dans le couvert, et peut-être d'une certaine fumure.

Les teneurs des herbacées sont plus élevées que celles des organes feuillés de la callune. Il est donc probable que le choix alimentaire par le troupeau conduise à un pâturage sélectif de la flore herbacée, qui pourrait être à l'origine de la domination croissante de la callune. La qualité minérale et surtout les teneurs en azote et phosphore restent cependant très médiocres et insuffisantes pour les besoins du troupeau. Elles diminuent au cours de la phase progressive en liaison avec l'abondance croissante des mousses, et s'améliorent légèrement en phase régressive lorsque le pâturage s'intensifie :

Teneurs des herbacées (% *MS*)

Station	N	P	K	Ca	Phase
1	1,79	0,22	0,97	0,76	juvénile } progressive
8	1,28	0,10	0,42	0,48	maturité }
5	1,56	0,13	0,70	0,45	régressive (début)

SOL

Les sols sont riches en matière organique (19 à 34 %), à C/N élevé (12 à 17) à pH acide sans excès (5,2 à 5,6); le taux de saturation est bas (18 à 30 %).

Les sols évoluent pendant la phase juvénile dans le sens d'une augmentation de la matière organique et du C/N, avec diminution du pH et des bases échangeables. Cette évolution prend le chemin inverse pendant la phase de maturité (tableau II). En effet, le pâturage des landes donne lieu le plus souvent à une exportation des éléments minéraux vers les zones riches du parcours. Pendant la phase juvénile, le troupeau peut tirer hors de la lande jusqu'à 21 kg N, 5 kg K, 6 kg Ca et 2 kg Mg/ha/an. Au contraire, le pâturage et l'appauvrissement chimique qui en résulte sont faibles pendant la phase de maturité; les quantités de litière sont croissantes et les bases qu'elles contiennent sont recyclées rapidement dans le sol (CHAPMAN, 1967). Ceci peut être à l'origine de la cessation de l'appauvrissement du sol.

TABLEAU II

Callunaie. Analyse du sol (lande en phase progressive).

Station	1	2	4	7	8
Age (ans)	10	12	13	17	31
Matières organiques (% *MS*)	22,9	23,3	19,0	34,3	19,8
C/N	13,5	12,4	16,1	16,9	14,1
pH	5,6	5,6	5,4	5,2	5,6
p205 Dyer	0,06	0,178	0,190	0,274	0,172
Bases échangeables (mep. 1 000 g de terre, à pH 7).					
Ca	9,2	8,2	4,8	4,3	8,8
Mg	1,8	1,9	1,3	1,6	1,9
K	0,2	0,2	0,1	0,3	0,2
Total	11,2	10,3	6,2	6,2	10,9
S/T (%)	29,6	22,8	18,4	13,4	29,7

APPARITION ET ÉVOLUTION DE LA CALLUNAIE APRÈS ABANDON PASTORAL

COMPOSITION BOTANIQUE

La lande à callune se développe après abandon des parcours herbeux appauvris chimiquement par les transferts de fumure provoqués par la conduite traditionnelle du troupeau (LOISEAU & MERLE, 1979). Les parcours ou les jachères plus fertiles suivent des séries évolutives différentes, où les premiers stades sont le plus souvent des friches à *Sarothamnus scoparius* et *Pteridium aquilinum*. Au cours de l'évolution des pelouses pauvres à nard vers la lande à callune, la substitution entre ces deux plantes s'accompagne d'une certaine augmentation des espèces « diverses », comme le thym serpolet ou le gaillet vrai; les graminées fourragères sont momentanément encouragées par la cessation du pâturage (fig. 5).

La lande qui se développe ensuite a une flore compagne plus abondante que dans le cas de la lande pâturée. Les stades ultérieurs sont caractérisés par l'envahissement du pin sylvestre en peuplements de plus en plus denses, qui éliminent le nard et la callune par ombrage.

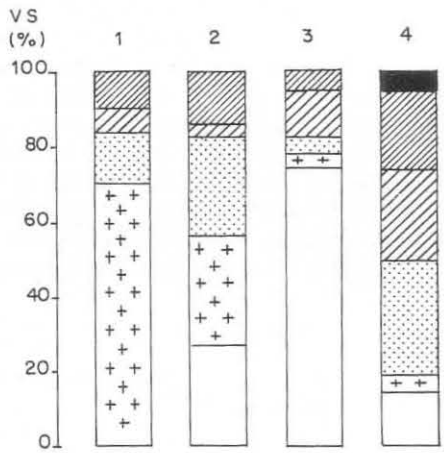

FIG. 5. — Évolution botanique des parcours à *Nardus stricta* après abandon pastoral.

1) Nardaie (indice de valeur pastorale 6,6).
2) Installation de la lande à callune (V. P. 9,3).
3) Callunaie (V. P. 6,1).
4) Pelouse de Pré-bois (V. P. 22,5).

Légumineuses fourragères *(Trifolium repens, Vicia sp.)*.

Graminées fourragères *(Festuca rubra, Agrostis tenuis, Poa pratense)*.

Graminées peu fourragères *(F. tenuifolia, Deschampsia flexuosa, Authoxanthum odoratum, Poa chaixii...)*.

Espèces diverses peu fourragères *(Galium verum, Potentilla verna, Carex sp., Luzula campestris, Thymus serpyllum...)*.

Graminées non fourragères *(Nardus stricta)*.

Ligneux *(Calluna vulgaris, Genista pilosa)*.

Lorsque le stade forestier est atteint, les coupes de bois créent des éclaircies partielles qui favorisent l'établissement de pelouses de sous-bois. Les espèces non fourragères indésirables, comme le nard et la callune ont à ce stade un développement restreint (12 %), alors qu'elles occupaient 60 % ou plus du peuplement dans les stades précédents; à l'inverse, les graminées pâturables passent de 17 à 46 %, dont une augmentation de 7 % à 22 % pour les graminées bonnes fourragères. L'indice de valeur pastorale monte de 6 à 22 (fig. 5).

BIOMASSES

La pelouse d'origine porte une biomasse épigée de 3 t *MS*/ha, constituée des refus de nard. L'abandon du pâturage entraîne d'abord un accroissement de la biomasse herbacée, à laquelle s'ajoute la masse de callune, respectivement 4,0 et 2,7 t. La callune atteint 12,2 t *MS*/ha au cours de la croissance de la lande, alors que la biomasse herbacée reste relativement élevée (2,4 t/ha). Après ce stade, la biomasse de bois augmente au profit exclusif du pin sylvestre alors que la biomasse de strate basse redevient totalement herbacée et généralement faible (tableau III).

TABLEAU III

Biomasses, production et éléments biogènes dans la série évolutive d'abandon de la nardaie.

		Lande à callune		Pelouse de sous-bois
Nombre de stations	Nardaie 3	jeune 1	développée 1	3
Biomasse (0-40 cm) *épigée* (kg/ha).				
Espèces herbacées	3 054	4 055	2 386	
Espèces ligneuses :				
Rameaux	—	1 652	6 097	
Bois	—	1 056	6 097	
Production (kg/ha).				
Espèces herbacées	2 716	2 658	293	2 611
Rameaux de callune	—	1 024	1 471	—
Teneurs (%).		(1)	(2)	
N	1,84	1,74	1,40	1,80
P	0,23	0,23	0,10	0,21
K	1,14	0,84	0,47	1,08
Ca	0,31	0,32	0,35	0,57
Mg	0,11	0,13	0,14	0,19

(1) Partie herbacée de la production.
(2) Feuilles et rameaux de callune.

PRODUCTION

Dans la phase d'envahissement par la callune, la production de cette plante s'ajoute simplement à la production herbacée initiale de 2,7 t/ha. Dans la lande bien développée, la production brute doit varier entre 2 et 2,5 t, comme on l'a vu précédemment. Enfin, la pelouse de sous-bois produit 2,6 t *MS*/ha. Il y a donc tout au long de la série évolutive une conservation du potentiel de production de la strate herbacée.

TENEURS EN ÉLÉMENTS BIOGÈNES

Les teneurs en N, P et K de la production annuelle sont momentanément plus faibles dans la phase de lande à callune et se retrouvent presque à leur valeur initiale dans la pelouse de sous-bois. En revanche, au cours de cette évolution, les teneurs en calcium et magnésium s'améliorent (tableau III). L'augmentation du taux de disparition des apports de litière avec l'âge de la lande signalé par CHAPMAN pourrait expliquer la restauration de la fertilité calco-magnésienne.

DISCUSSION

Les landes à callune apparaissent à la suite du déchargement des parcours à nard, qui portent habituellement 3 à 5 brebis/ha pendant la saison de pâturage (150 jours). Le seuil de chargement en dessous duquel la callune se développe a été étudié à la Garandie, et se situe vers 2,8 brebis/ha (LOISEAU & LARRÈRE, 1980). Dans le village de Recoleine, un calcul rapide donne le même chargement pour la lande à callune pâturée :

Faciès de végétation	Surface (ha)	Production fourragère par ha (q *MS*)	Production fourragère totale (q *MS*)
A fétuque rouge et trèfle blanc ...	20,3	45	913
A fétuque rouge et nard	18,0	28	504
A nard	9,1	12	109
Friches	9,6	10	96
Total	57,0	—	1 622
A callune	98,2		

Les besoins fourragers du troupeau, à raison de 1 000 brebis consommant 1,5 kg *MS*/jour sont de 2 250 q *MS*. Les 628 q *MS* fournis par la lande correspondent à une production moyenne de 6,4 q *MS*/ha, ou encore à un chargement de 2,8 brebis/ha.

La lande pâturée est globalement stable quoique toutes ses parties suivent une évolution cyclique. Tous les stades existent à un moment donné. Pendant la phase progressive, la consommation par le troupeau diminue; au contraire, lorsque la lande atteint son stade de maturité, la fréquentation du troupeau s'intensifie et entraîne une phase régressive qui peut aller jusqu'au surpâturage sans faire disparaître la callune. Cette phase régressive est favorisée par le berger, en particulier par les feux (fig. 6).

L'évolution de la lande vers des faciès de pelouse pauvre à nard, ou plus riche à fétuque rouge et trèfle blanc, peut s'obtenir réciproquement par une accentuation très marquée du chargement, et en particulier de la fumure par les excrétats et du piétinement. Mais elle exige un effort et une organisation spécifique des éleveurs. Un moyen traditionnel encore bien utilisé dans les parcours des Dômes est le parcage des ovins. Il consiste à faire coucher les brebis dans un parc mobile à raison de 1 brebis/m^2 pendant deux nuits, et revient à un accroissement volontaire du chargement moyen de 3 à 67 brebis/ha pendant l'année du parcage.

L'évolution de la lande vers la forêt de pins se produit plus facilement et spontanément dès que la callunaie sénescente n'est pas rajeunie par les feux et le troupeau. Elle se produit de plus en plus fréquemment sur les marges des terrains de parcours dans les zones peu accessibles, ou à proximité de forêts plantées qui rendent difficile le gardiennage ou l'usage du feu.

La forêt de pins sylvestres exploitée donne un faciès de pré-bois. Les clairières ont un potentiel fourrager non négligeable qui atteint 13 q *MS* consommable/ha, soit une charge équivalente de 9 brebis/ha. Même si les clairières n'occupent que le tiers de la superficie totale, le faciès de pré-bois présente un intérêt pastoral au moins égal à celui des landes, et peut-être même supérieur à celui des pelouses pauvres à nard, du double point de vue de la nutrition en calcium et magnésium et de la maîtrise de la flore dans des conditions d'élevage extensif.

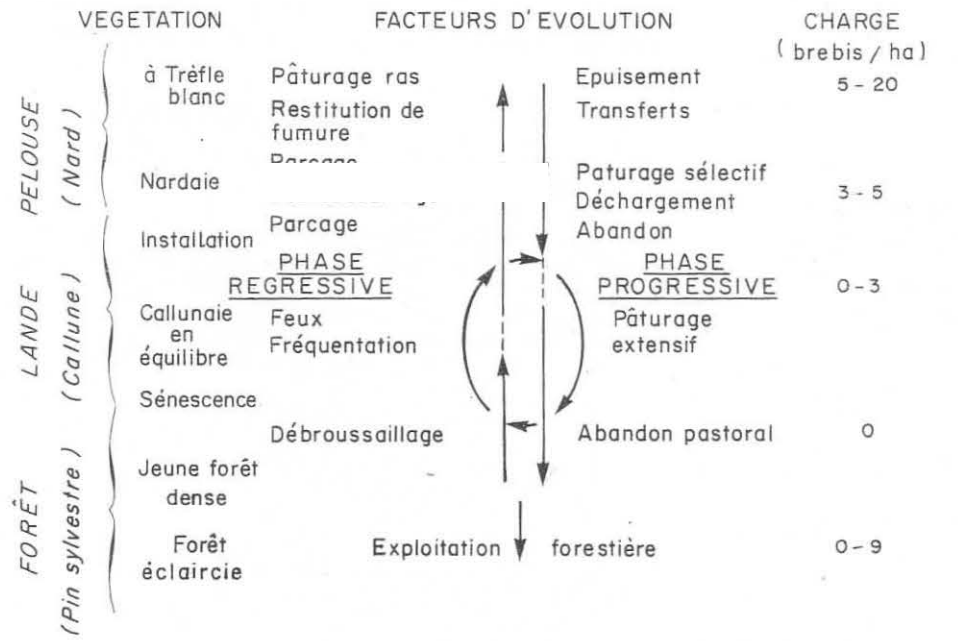

FIG. 6. — Série évolutive des parcours par déprise pastorale dans les Dômes.

Un tel équilibre sylvo-pastoral n'est représenté qu'occasionnellement dans les Dômes, car l'abandon du pâturage des landes correspond historiquement à l'abandon de l'élevage extensif et à la disparition du cheptel ovin. En revanche, l'exploitation sylvo-pastorale existe en Margeride (DE MONTARD) et serait digne d'être étudiée expérimentalement sous le double aspect du comportement du troupeau et de la végétation.

CONCLUSION

Les landes à callune des Dômes se perpétuent selon un équilibre dynamique sous des conditions de pâturage libre avec chargement faible de 0-3 brebis/ha. Dans les conditions actuelles de l'élevage, le fourrage qu'elles fournissent n'offre plus les qualités suffisantes pour l'alimentation de troupeaux ovins productifs pendant l'été. Elles sont donc amenées à disparaître par deux voies : soit par l'évolution progressive vers un paraclimax forestier dans le cas de l'abandon pastoral, soit par l'amélioration en prairies dans le cas d'une utilisation pour l'élevage.

Devant l'importance croissante du tourisme dans l'aménagement du territoire, la lande répond bien à un objectif d'occupation du sol laissant un paysage à la fois découvert et libre d'accès. Une sauvegarde de la lande passerait par le maintien du troupeau ovin; mais la survivance du pastoralisme demanderait une modification de la conduite du pâturage. Le village de Recoleine suggère un système à double territoire : le troupeau trouve la plus grande partie de son fourrage sur des surfaces

améliorées aux dépens de la lande, et un complément fourrager sur de vastes surfaces de callunaie qu'il entretient dans cet état. Les proportions de ces deux territoires sont respectivement de 1 à 3 pour les surfaces et de 3 à 1 pour les ressources fourragères.

RÉFÉRENCES

BARCLAY-ESTRUP P. & GIMINGHAM C. H., 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. — Vegetational change in relation to the Calluna cycle. *J. Ecol.*, **57**, 737-758.

BAUDIÈRE A., 1972. — Contribution à l'étude de la végétation des landes des Monts de l'Espinouze (Cévennes Occidentales). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **119**, 65-109.

BAUDIÈRE A., 1975. — Les callunaies des Monts de l'Espinouze et leurs relations avec les groupements sylvatiques. In: J. M. GEHU, *Colloques phytosociologiques*. II. — La végétation des landes d'Europe Occidentale, Lille, J. Gramer ed., 97-126.

CHAPMAN S. B., 1967. — Nutrient budget of a dry heath ecosystem in the south of England. *J. Ecol.*, **55**, 677-689.

CHAPMAN S. B., HIBBLE J. & RAFAREL C. R., 1975. — Net aerial production by *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 233-258.

CLEMENT B., 1978. — *Contribution à l'étude phyto-écologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des Biocénoses. Évolution et productivité des landes*. Thèse 3e cycle, Univ. de Rennes, 254 p.

DE MONTARD F. X., 1980. — Les productivités herbagères en Margeride. In : INRA-Univ. Clermont II, *Équilibres agro-sylvo-pastoraux et société rurale en Margeride*. Compte rendu d'étude DGRST, GRNR-ECAR, 30 p. et annexes.

FORGEARD F., 1977. — Biomasse et productivité primaire de quelques landes armoricaines. *Botanica rhedonica A*, **15**, 29-35.

FROMENT A., 1975. — Les landes, pelouses et prairies semi-naturelles des plateaux des Hautes Fagnes. 2. Problèmes et expériences de gestion écologique dans les landes sèches à Callune et Vaccinium. In : J. M. GEHU, *Colloques phytosociologiques*. II. — La végétation des landes d'Europe occidentale, Lille, J. Cramer ed., 37-45.

GIMINGHAM C. H., 1960. — Biological flora of the British isles-Calluna. *J. Ecol.*, **48**, 455-468.

GLOAGUEN J. C. & TOUFFET J., 1973. — La biomasse végétale aérienne et la répartition des éléments biogènes essentiels dans quelques types de landes littorales armoricaines. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **277** D, 505-508.

GRANT S. A., 1971. — The measurement of primary production and utilization on heather moors. *J. Brit. Grassld. Soc.*, **26**, 51-58.

GRANT S. A. & HUNTER R. F., 1966. — The effect of frequency and season of clipping on the morphology productivity and chemical composition of *Calluna vulgaris* L. *New Phytol.*, **65**, 2, 125-133.

GRANT S. A. & MILNE J. A., 1973. — Factors affecting the role of heather *(Calluna vulgaris)* in grazing systems. *Potassium Institute Ctd. Proc.*, n° 3, 41-46.

LEMÉE G. & CARBIENER R., 1956. — La végétation et les sols des volcans de la chaîne des Puys. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 82e Session extraordinaire Massif des Monts d'Auvergne, 7-29.

LEMÉE G., 1959. — *Carte des groupements végétaux de la France*, Feuille Clermont-Ferrand Sud-Ouest, I. G. N.

LOISEAU P. & MERLE G., 1979. — Influence du mode d'exploitation traditionnel sur l'état des parcours dans la région des Dômes. *Fourrages*, **79**, 37-56.

LOISEAU P. & LARRÈRE G., 1980. — Use of historical inquiry for studying the evolution of mountain pasture. *8e Gen. Meeting Eur. Grassld. Fed. Zagreb*, 1, 67-73.

POISSONET P. & POISSONET J., 1969. — *Étude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes*. CNRS-CEPE, Doc. 50, 120 p.

ROBERTSON R. A. & DAVIES G. E., 1965. — Quantities of plant nutrient in heather ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 211-219.

TYLER G., GULLSTRAND C., HOLMQUIST K. A. & KJELLSTRAND A. M., 1973. — Primary production of organic matter and metal elements in two heath ecosystems. *J. Ecol.*, **61**, 1, 251-268.